

УДК 632.651 : 576.812.37

## О ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СОВМЕСТИМОСТИ И КАРИОТИПАХ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД

Н. М. Ладыгина, В. Н. Барабашова

Научно-исследовательский институт биологии  
Харьковского университета

Стеблевая нематода картофеля — *Ditylenchus dipsaci* имеет набор хромосом  $2n=44-48$  и не скрещивается с близким видом *D. dipsaci* из лука, чеснока, петрушки и пастернака. Большинство стеблевых нематод сборного вида *D. dipsaci* имеет набор хромосом  $n=12$  и скрещивается между собою с получением плодовитого потомства. Некоторые формы стеблевых нематод являются полиплоидами. Обнаружен внутривидовой и внутрипопуляционный полиморфизм по числу хромосом. Часть рас не скрещивается, часть скрещивается односторонне, многие дают стерильные, нежизнеспособные или маложизнеспособные гибриды. Вид *D. dipsaci* следует рассматривать не только как комплекс видов, но и как группу форм, находящихся на разных этапах внутривидовой дифференциации.

Стеблевые нематоды *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Fil., 1936 причиняют значительный ущерб народному хозяйству. Они поражают сотни видов культурных, сорных и диких растений и образуют ряд морфологически сходных, но специализированных по хозяевам рас, которые объединены в один сборный вид. Несколько форм дитиленхов, например луковый, земляничный, красноклеверный, флоксовый, люцерновый, осотовый, пикульниковый и другие, выделены в самостоятельные виды, однако не все они общепризнаны. Выяснение таксономии, решение проблемы рас стеблевых нематод представляет не только научный интерес, но имеет важное значение для защиты возделываемых растений от нематодозов и может быть правильно осуществлено с учетом особенностей эволюции данной группы паразитических фитонематод.

В связи со сложностью этой актуальной проблемы в последние годы ведутся исследования генетико-физиологической совместимости и кариотипов различных форм дитиленхов (Парамонов, 1962; Ладыгина, 1969а, б, в; 1970, 1972а, б, 1973, 1974; Барабашова, 1972а, б; Ладыгина, Барабашова, 1972; Sturhan, 1964, 1966, 1969, 1970, 1971; Jones, 1965; Eriksson, 1965; Webster, 1967). По этим вопросам уже накоплен большой материал, что позволило нам сделать попытку его обобщения в настоящей работе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение скрещиваемости стеблевых нематод и наблюдение за гибридным потомством велось на 20 формах *D. dipsaci*, а также на дитиленхе картофеля — *D. destructor*, Thorne, 1945. Из *D. dipsaci* в опыты брали стеблевых нематод культурных, сорных и диких растений (ржи, овса, кормовой свеклы, лука, чеснока, петрушки, пастернака, земляники, красного клевера, люцерны, конских бобов, нарциссов, флоксов, тюльпанов, клевера — *Trifolium* sp., белого клевера, валерианы, ворсянки, наперстянки и подорожника — *Plantago maritima*), причем для восьми из этих форм, а именно для дитиленхов овса, свеклы, лука, красного клевера, люцерны, белого клевера, флоксов и нарциссов, исследовано по несколько популяций различного происхождения.

Скрещивание велось во многих (более 100) комбинациях. Часть их показана на схеме (см. рисунок), в которую не внесены: а) данные Эрикссона (Eriksson, 1965) и Джонса (Jones, 1965), работавших с уже приведенными в схеме комбинациями; б) часть данных Штурхана (Sturhan, 1964, 1966, 1970), так как он, во-первых, сообщает только об опытах с положительными результатами скрещиваемости дитиленхов, составлявших 14% от всех скрещиваний, а, во-вторых, не перечисляет, с какими из диплоидных форм скрещивал полиплоиды из подорожника и конских бобов.

Разные авторы применяли при скрещивании различные методы, особенности условий которых несомненно оказывали определенное влияние на результаты опытов.

Например, Штурхан (1964, 1966) проводил скрещивания в сеянцах бобов, люцерны, гороха, красного клевера, свеклы, фасоли и флоксов. В каждый опыт он брал по одной личинке-самке IV возраста одной расы и по 4—10 самцов другой расы. Анализ растений производился через 5—14 недель после начала скрещивания. Положительные результаты получены только на сеянцах бобов, люцерны и гороха.

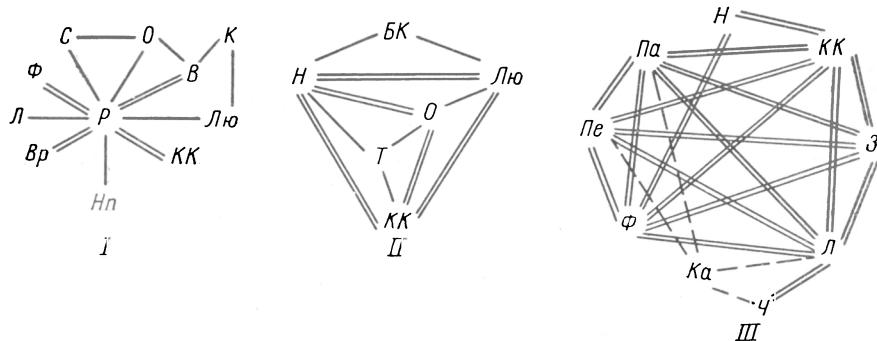


Схема скрещиваемости дитиленхов валерианы (*B*), ворсянки (*Vp*), земляники (*Z*), клевера (*K*), красного клевера (*KK*), белого клевера (*BK*), лука (*L*), люцерны (*Lj*), наперстянки (*Hn*), нарциссов (*H*), овса (*O*), пастернака (*Pa*), петрушки (*Pe*), ржи (*P*), свеклы (*C*), тюльпанов (*T*), флоксов (*Ф*), чеснока (*Ч*) и картофеля (*Ka*).

Данные Штурхана (I), Уэбстера (II) и Ладыгиной (III). Двойная сплошная линия — двустороннее скрещивание, одинарная сплошная — одностороннее скрещивание, штриховая — нет скрещивания.

Уэбстер (Webster, 1967) скрещивал нематод в сеянцах лука, вводя в полый лист по одной личинке-самке IV возраста одной расы вместе с 5-ю самцами другой расы. Параллельно ставили аналогичные опыты с родительскими формами дитиленхов (контроль). Инокулированные сеянцы сначала содержали во влажной атмосфере в течение 48 часов, затем переносили их в вегетационные домики. Анализ растений проводили по методу Остенбринка (Oostenbrink, 1954) через восемь недель после заражения. Штурхан и Уэбстер брали для скрещивания нематод из однородных штаммов, из «чистых» культур, полученных от одной оплодотворенной самки.

Эрикссон (1965) скрещивал стеблевых нематод красного клевера и люцерны на каллюсах из тканей бобовых растений, главным образом красного клевера и люцерны. В опыт брали нематод из популяций, развившихся на их растениях-хозяевах (красном клевере и люцерне) в вегетационных домиках. В каждом опыте было по 10—15 личинок-самок III или IV возрастов одной расы и по 15—20 активных взрослых самцов другой расы. Параллельно ставили контрольные опыты с самцами и самками одной и той же расы. Культуры инкубировали в темноте при температуре около 25°. Анализы опытов с подсчетом нематод проводили через 2—3 месяца после начала скрещивания.

Мы брали в опыты различные формы стеблевых нематод из популяций, развившихся в луковицах лука-севка. Скрещивали по 10 личинок-са-

мок IV стадии одной формы с 20 личинками-самцами IV стадии или с взрослыми молодыми самцами другой формы. После двукратной проводки в чистой воде вносили их иглой в каплю воды в ямку размером около 3 мм<sup>3</sup>, вырезанную в ткани луковицы лука-севка глазным скальпелем. Затем ямка с нематодами плотно закрывалась тройным слоем лейкопластиря. Зараженные луковицы находились в комнатных условиях. Первое поколение гибридов изолировали от родительских пар и последовательно наблюдали гибридное потомство на протяжении 10 поколений. Параллельно ставили контрольные опыты с личинками-самками IV возраста и личинками-самцами IV стадии или с взрослыми молодыми самцами каждой из родительских форм. Опыты по скрещиванию стеблевой нематоды картофеля с другими дитиленхами вели в мелких клубнях картофеля, нематод для этих опытов размножали в клубнях картофеля (Ладыгина, 1969а, 1970, 1973, 1974).

Полный перечень форм стеблевых нематод, кариотипы которых в настоящее время изучены, привести, к сожалению, нельзя, так как Штурхан (1969, 1970, 1971), работавший со многими расами дитиленхов, конкретно называет только формы с конских бобов и подорожника. Он не указывает также, какой методикой пользовался в своих исследованиях.

Краткие сведения о кариотипах *D. destructor* и *D. dipsaci* из земляники приводит Парамонов (1962, 1970), применивший тотальную термическую окраску нематод полихромной синькой.

Нами изучались кариотипы *D. destructor* и *D. dipsaci* из земляники, лука, красного клевера, петрушки, пастернака, флоксов, нарциссов, одуванчика и резака (Барабашова, 1972а, б). Материалом для исследования послужили нематоды из естественных популяций, а также размноженные в лаборатории в луковицах лука.

За основу мы взяли методику, применявшуюся Триантапиллоу и Хиршманн (Triantaphylloou и Hirschmann, 1966) при изучении кариотипа *Anguina tritici*, но модифицировали ее в соответствии со спецификой дитиленхов. Хромосомы изучали в делящихся половых клетках, но не на мазках нематод, а в отпрепарированных половых трубках. Половые трубы, выделенные на предметном стекле в капле дистиллированной воды, высушивали при комнатной температуре и далее обрабатывали по способу мазка с измененной последующей проводкой препаратов: фиксация в абсолютном спирте с ледяной уксусной кислотой (3 : 1) — 15 мин., гидролиз в 1 NaHCl при 60° — 7—8 мин., окраска 2%-м ацет-орсенином или пропионовым арсенином — 25—30 мин., быстрая проводка последовательно через 45%-ю уксусную кислоту, 80°-й и 95°-й этиловый спирт, ацетон, ксилол и заключение в канадский бальзам.

Подсчет хромосом проводили в основном в ооцитах и сперматоцитах первого мейотического деления, изредка — в оогониях и сперматогониях.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные данные по скрещиванию представлены на рисунке, схематически показывающем скрещиваемость дитиленхов в разных комбинациях. Близкие виды дитиленхов, а именно *D. destructor* из картофеля и *D. dipsaci* из лука, чеснока, петрушки и пастернака, не скрещиваются. Внутри *D. dipsaci* наблюдалось скрещивание и появление плодовитых гибридов как между различными дипloidными формами, так и между ди- и полиплоидами. Однако обнаружены интересные факты, свидетельствующие о различной степени генетико-физиологической совместимости дитиленхов сборного вида.

Некоторые расы не давали гибридов. Например, Штурхан (1964, 1966) получил положительные результаты только в 29 из 205 скрещиваний. Причиной могли быть неподходящие условия опытов или несовместимость скрещиваемых дитиленхов. Часть рас скрещивалась односторонне, причем в отдельных комбинациях гибриды были стерильны, например в сочетаниях самок овсяной расы с самцами тюльпанового дитиленха, самок

тюльпановой расы с самцами дитиленхов красного клевера и нарциссов (Уэбстер, 1967 и др.). Интересно заметить, что дитиленхи красного клевера и люцерны, но данным Эрикссона (1965, Швеция), скрещивались односторонне, а в опытах Уэбстера (1967, Канада) между ними происходило двустороннее скрещивание. Расхождения в результатах скрещиваний одних и тех же рас стеблевых нематод вызваны, очевидно, не только методическими причинами, но и спецификой популяций различного происхождения.

При реципрокной скрещиваемости выявлена большая вариабельность в степени совместимости различных дитиленхов. В ряде комбинаций гибриды оказались стерильными. Например, Уэбстер (1967) обнаружил бесплодие у гибридов от самок красноклеверной расы и самцов овсяной и люцерновой рас, а также у гибридов от самцов овсяной расы и самок нарциссовой расы. В комбинации самок дитиленха овса с самцами дитиленха нарциссов через 2 месяца оказалось всего 10 гибридных особей. По данным Штурхана (1964), при скрещивании самок дитиленха красного клевера с самцами дитиленха ржи через 34 дня было найдено только 35 яиц. В наших опытах (Ладыгина, 1974) в комбинациях самцов флоксовой нематоды с самками дитиленхов земляники, лука, красного клевера и нарциссов гибридные популяции не развивались из-за малочисленности гибридов первого поколения, слабого, постепенно затухающего размножения гибридных нематод, гибели яиц, личинок и взрослых особей. Сходная картина наблюдалась при скрещивании самцов флоксового дитиленха с самками дитиленхов пастернака и петрушки, а также в большинстве опытов в комбинации самок красноклеверной расы с самцами стеблевой нематоды петрушки; в этих вариантах скрещиваний гибридные популяции развивались лишь в единичных случаях. Можно сказать, что стеблевые нематоды в вышеперечисленных комбинациях практически не скрещивались и по сути скрещивание этих форм дитиленхов шло односторонне.

Почти все исследователи указывают на слабое размножение гибридов по сравнению с родительскими формами. Например, в опытах Штурхана (1964, 1966) многочисленная гибридная популяция получена только в одной из 19 комбинаций дитиленхов с положительными результатами скрещиваний, а именно от самцов овсяной расы и самок из валерианы. Уэбстер отмечает, что очень мало гибридных особей было при реципрокном скрещивании дитиленхов красного клевера и нарциссов (по 21 экз.), несмотря на то что опыты продолжались восемь недель. В комбинациях самок овсяной расы с самцами дитиленха красного клевера и самок белоклеверной расы с самцами стеблевой нематоды нарциссов обнаружено 220 и 150 гибридов соответственно. Но одновременно с этими данными Уэбстер получил в некоторых опытах сотни и тысячи гибридных нематод. Самое большое гибридное потомство было от самцов дитиленха нарциссов и самок люцерновой расы (14 тыс. особей), а также от самцов дитиленха люцерны и самок дитиленха белого клевера (8 тыс. нематод). В наших опытах (Ладыгина, 1969б, в, 1972а, б, 1973, 1974) в большинстве комбинаций получено многочисленное гибридное потомство, в том числе и от дитиленхов красного клевера и нарциссов, которые в экспериментах Уэбстера почти не давали гибридов. Но во всех комбинациях с участием стеблевой нематоды красного клевера численность гибридных популяций была намного меньше, чем в контроле, особенно в вариантах скрещиваний дитиленха красного клевера с дитиленхами петрушек и земляники. В гибридном потомстве, полученном при скрещивании дитиленха красного клевера с дитиленхами петрушек, земляники и пастернака, отмечена повышенная смертность яиц и нематод, особенно личинок раннего возраста; в ряде поколений наблюдались нарушения структуры гибридных популяций за счет значительного уменьшения числа яиц и личинок, главным образом II стадии. На наличие мертвых нематод и яиц в гибридном потомстве указывают и зарубежные исследователи.

Среди гибридов обнаружено много уродливых яиц и нематод, преимущественно личинок ранних стадий развития. Наибольшее количество

анатомо-морфологических аномалий обнаружено нами в вариантах скрещиваний различных форм стеблевых нематод с дитиленхами пастернака, петрушек, флоксов и красного клевера. Нематоды с резко выраженнымми уродствами гибли. Часть личинок с незначительными аберрациями в области хвоста развивалась до половозрелого состояния и давала потомство, в котором были и нормальные, и уродливые особи. Некоторые морфологические аномалии исчезали в ходе линек. Анатомо-морфологические нарушения у гибридов обнаружены также Штурханом, Эриксоном и Уэбстером.

Исследование кариотипов стеблевых нематод показало, что хромосомы у них очень мелкие. В пластинках с достаточно хорошей степенью спирализации они представляют собой точечные образования, округлые либо овальные, размером от 0.5 до 1 мкм. Из-за мелких размеров хромосом морфология их в настоящее время остается неисследованной. Изучение хромосомных чисел различных форм дитиленхов, так же, как и результаты скрещивания, выявило существенную генетическую неоднородность стеблевых нематод, включаемых в настоящее время в сборный вид *D. dipsaci*.

Установлено, что у большинства рас стеблевых нематод, исследованных Штурханом (1969, 1970, 1971), перечень которых он, к сожалению, не приводит, и у дитиленхов лука, земляники, петрушек, пастернака, нарциссов, флоксов и красного клевера (по нашим данным) модальное число хромосом  $n=12$ . Иные хромосомные числа обнаружены Штурханом (1969, 1970, 1971) у рас из конских бобов и подорожника ( $2n=54-56$ ) и нами у стеблевой нематоды картофеля — *D. destructor* и *D. dipsaci* — из одуванчика и резака ( $2n=44-48$ ). Эти формы дитиленхов, по-видимому, являются полиплоидными.<sup>1</sup>

Генетическая неоднородность стеблевых нематод проявляется также в том, что кариофond каждой из изученных нами форм дитиленхов представлен разночисленными кариотипами даже в пределах одной популяции, т. е. здесь имеет место явление кариотипического полиморфизма. Частота встречаемости аберрантных клеток с 11, 13 и 14 хромосомами у разных форм дитиленхов, имеющих модальное число  $n=12$ , в ряде случаев значительно отличается. Анеуплоидные половые клетки обнаружены нами и у стеблевых нематод одуванчика и резака. По данным Штурхана (1971), аберрантные клетки достаточно часто встречались у исследованных им рас дитиленхов. Поэтому можно считать, что явление анеуплоидии распространено у стеблевых нематод весьма широко. Полученные нами данные позволяют предполагать, что количество аберрантных клеток может быть обусловлено не только генетическими различиями, но зависит также от биотических (растение-хозяин) и абиотических (температуры условия развития популяции) факторов. Изредка мы наблюдали неправильное расхождение хромосом в метафазе первого мейотического деления. Но, поскольку у всех изучавшихся нами форм дитиленхов среди аберрантных клеток гипермодальные значительно преобладают над гипомодальными либо последние вовсе не обнаружены, вопрос об основном механизме возникновения анеуплоидии остается открытым.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Еще недавно стеблевая нематода картофеля — *D. destructor* Thorne, 1945 относилась к *D. dipsaci*. Обнаруженные нами генетико-физиологическая несовместимость между дитиленхом картофеля, с одной стороны, и дитиленхами лука, чеснока, петрушек и пастернака, с другой стороны, и различия в их кариотипах существенно дополняют дифференциальную характеристику этих видов, отличающихся также по комплексу других признаков, и указывают на то, что в полевых условиях гибридизация между ними исключена, несмотря на возможность совместного обитания в растениях картофеля.

<sup>1</sup> Следует отметить, что Парамонов (1962) указывает иные хромосомные числа для *D. destructor* ( $2n=24$ ) и *D. dipsaci* из земляники ( $2n=16$ ).

Позднее из *D. dipsaci* был выделен целый ряд новых видов, хотя большинство из них не является общепризнанным, но видовая самостоятельность стеблевых нематод осота — *D. sonchophila*, Kirjan., 1958 и пикульника — *D. galeopsidis*, Tepl., 1968, на наш взгляд, не вызывает сомнений. Штурхан (1970, 1971) считает, что полиплоиды из подорожника и конских бобов представляют собой близкий к *D. dipsaci* вид. Выявленные нами у дитиленхов одуванчика и резака значительные отличия по кариотипам от других исследованных стеблевых нематод ставят вопрос о возможном выделении их из *D. dipsaci*, хотя, с другой стороны, полиплоиды могут быть также в ранге внутривидовых категорий. Приведенные зарубежными авторами факты нескрещиваемости стеблевых нематод, бесплодия и полной гибели гибридов первого поколения в ряде комбинаций дитиленхов могут быть объяснены не только неподходящими условиями опытов, но и генетико-физиологической несовместимостью некоторых рас. В настоящее время многие, входящие в *D. dipsaci* формы стеблевых нематод, особенно дитиленхи сорных и дикорастущих трав, не изучены вовсе. Многие расы, поражающие ценные сельскохозяйственные и цветочные культуры, изучены очень слабо. Несомненно, что *D. dipsaci* остается сборным видом.

Как показали результаты исследования генетико-физиологической совместимости и кариотипов стеблевых нематод, большинство изученных рас имеет набор хромосом  $2n=24$ , скрещивается и дает плодовитое потомство. Это позволяет говорить об их принадлежности к одному виду. Однако следует учитывать, что генетический критерий вида, как известно, не абсолютен.

Имеющиеся в настоящее время данные свидетельствуют о большой генетической неоднородности внутри *D. dipsaci*. На это указывают, кроме вышеизложенного, многочисленные факты частичной генетико-физиологической несовместимости между расами, проявляющейся в различной степени в разных комбинациях дитиленхов. Одностороннее скрещивание между расами говорит о наличии в данных случаях односторонней репродуктивной изоляции. Некоторые механизмы репродуктивной изоляции существуют между реципрокно скрещивающимися расами. Они выражаются в слабой скрещиваемости, снижении плодовитости и жизнеспособности гибридов, что происходит либо в реципрокных, либо в односторонних комбинациях, и в отдельных сочетаниях дитиленхов ярко проявляется уже в первом гибридном поколении, в связи с чем гибридные популяции не развиваются. Тот факт, что при скрещивании стеблевых нематод в большинстве комбинаций обнаружено повышенное по сравнению с контролем количество аберрантных особей с анатомо-морфологическими аномалиями, также указывает на неполную совместимость генотипов различных рас. Генетическая неоднородность *D. dipsaci* подтверждается данными кариологического исследования, прежде всего наличием полипloidии и внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма по числу хромосом.

Кариотипический или геномный полиморфизм известен в природных популяциях животных и растений, и рядом авторов (Щербаков, 1965 и др.) рассматривается как один из возможных путей симпатрического видообразования. Нарушая генетическое равновесие, он, по-видимому, лежит в основе приспособления стеблевых нематод-полифагов к разным видам растений-хозяев, а также является одной из предпосылок расщепления этой группы на самостоятельные генетические системы, т. е. предоставляет материал для дивергирующего отбора. Стеблевые нематоды — биологически прогрессирующая группа нематод, находящаяся на данном эволюционном этапе в состоянии интенсивного формообразования, с чем, очевидно, и связано наличие кариотипического полиморфизма. Дивергенция, происходящая в связи со специализацией по растениям-хозяевам и изоляцией в природе, ведет к возникновению и развитию генетико-физиологической несовместимости различных рас, к выработке механизмов репродуктивной изоляции. Известно, что возникновение репродук-

тивной изоляции означает переход в стадию дивергенции расы в новый вид. Наличие таких механизмов репродуктивной изоляции, как резкое снижение плодовитости и жизнеспособности гибридов, свидетельствует о далеко зашедшей дивергенции генетической структуры дивергировавших форм, когда они, как правило, достигают ранга самостоятельных видов. В настоящее время *D. dipsaci* следует рассматривать не только как комплекс видов, но, кроме того, как группу форм, находящихся на разных этапах внутривидовой дифференциации. Односторонне скрещивающиеся в экспериментальных условиях расы являются либо отдельными видами, либо полувидами, если видеообразование еще не завершено. Часть рас находится в стадии зарождающихся видов. Другие биологические расы, характеризующиеся определенной спецификой генетической структуры и особенностями спектров растений-хозяев, вероятно, следует считать подвидами. Генетическая дифференциация наблюдается также внутри рас между популяциями различного происхождения. Дальнейшее всестороннее исследование стеблевых нематод позволит определить таксономический статус как полиплоидных, так и не изученных и слабо изученных форм *D. dipsaci*.

Результаты скрещивания дитиленхов указывают на возможность существования естественных гибридных популяций от различных рас с иной, чем у исходных родительских форм, кормовой специализацией, что практически важно учитывать при планировании противонематодных сеяоборотов.

#### Л и т е р а т у р а

- Б а раб а ш о в а В. Н. 1972а. К вопросу о кариотипах стеблевых нематод. В кн.: Проблемы паразитологии, ч. 1. Киев : 72—74.
- Б а раб а ш о в а В. Н. 1972б. О кариотипах стеблевой нематоды. В кн.: Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. М : 218—219.
- Л а ды ги на Н. М. 1969а. К методике изучения физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. В кн.: Матер. научн. конф. Всесоюзн. общ. гельминтологов, ч. II. М : 248—253.
- Л а ды ги на Н. М. 1969б. Физиологическая совместимость стеблевых нематод. В кн. Проблемы паразитологии, ч. II. Киев: 313—314.
- Л а ды ги на Н. М. 1969в. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. I. Скрещивание дитиленхов лука, земляники и клевера. Паразитолог., 3 (6) : 559—567.
- Л а ды ги на Н. М. 1970. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. II. Скрещивание дитиленхов лука, чеснока и картофеля. Паразитолог., 4, (2) : 133—135.
- Л а ды ги на Н. М. 1972а. О физиологической совместимости стеблевых нематод. В кн.: Проблемы паразитологии, ч. I. Киев : 460—461.
- Л а ды ги на Н. М. 1972б. Итоги исследования физиологической совместимости стеблевых нематод. В кн.: Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. М : 118—119.
- Л а ды ги на Н. М. 1973. О физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. III. Скрещивание дитиленхов петрушки, пастернака, лука и земляники. Паразитолог., 7, (1) : 67—71.
- Л а ды ги на Н. М. 1974. О генетико-физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. IV. Скрещивание флоксовой нематоды с другими дитиленхами. Паразитолог., 8, (1) : 63—69.
- Л а ды ги на Н. М.. Б а раб а ш о в а В. Н. 1972. Некоторые результаты генетического исследования земляничного дитиленха. В кн.: Культура земляники в СССР. М. : 427—433.
- П а р а м о н о в А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. I. Изд. АН СССР, М. : 256—259.
- П а р а м о н о в А. А. 1970. Основы фитогельминтологии, т. III. Изд. АН СССР, М. : 10—12.
- Щ е р б а к о в Е. С. 1965. Сезонная динамика численности личинок мошек (Simuliidae, Diptera) с различными кариотипами и геномный полиморфизм. Журн. общ. биолог., 26, (6) : 635—666.
- Е г и k s s o n K. B. 1965. Crossing experiments with races of *Ditylenchus dipsaci* on callus cultures. Nematologica, 11 (2) : 244—248.
- J o n e s F. G. W. 1965. Nematology department Rothamsted report for 1965 : 138—139.
- S t u r h a n D. 1964. Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). Nematologica, 10 (2) : 328—334.
- S t u r h a n D. 1966. Wirtspflanzenuntersuchungen an Bastardpopulationen von *Ditylenchus dipsaci*-Rassen. Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz, 73 (3) : 168—174.

- S t u r h a n D. 1969. Das Rassenproblem bei *Ditylenchus dipsaci*. Mitt. Biol. Bundesanst. Land-und Forstwirt., Berlin-Dahlem, 136 : 87—98.
- S t u r h a n D. 1970. *Ditylenchus dipsaci*-doch ein Artenkomplex? Nematologica, 16 (2) : 327—328.
- S t u r h a n D. 1971. In: Zuckermann B. M., May W. F. and Rohde R. A. Plant parasitic nematodes. vol. 2. N. Y. and London: 51—68.
- T r i a n t a p h y l l o u A. C., H i r s c h m a n n H., 1966. Gametogenesis and reproduction in the wheat nematode, *Anguina tritici*. Nematologica, 12 (3) : 437—442.
- W e b s t e r I. M. 1967. The significance of biological races of *Ditylenchus dipsaci* and their hybrids. Ann. appl. Biol., 59 : 77—83.

---

ON GENETIC AND PHYSIOLOGICAL COMPATIBILITY  
AND KARYOTYPES OF STEM EELWORMS

N. M. Ladygina, V. N. Barabaschova

S U M M A R Y

The paper presents literary and the authors own data. The potato stem eelworm *Ditylenchus destructor* has a set of chromosomes  $2n=44-48$  and does not cross with the close species *D. dipsaci* from onion, garlic, parsley and parsnip. Most stem eelworms of the collective species *D. dipsaci* have  $n=12$  and cross with each other producing fertile progeny. Some forms of stem eelworms, e. g. those of broad beans, plantain, dandelion and falcaria are polyploid. Intraspecies and intrapopulation polymorphism according to the number of chromosomes was recorded. Some races do not cross, some cross but unilaterally, some races produce sterile, non-viable or little viable hybrids. The species *D. dipsaci* should be regarded not only as a complex of species but as a group of forms at different stages of intraspecies differentiation.

---